第 43 卷 增刊
2000 年 5 月

昆 虫 学 报
ACTA ENTOMOLOGICA SINICA

Vol. 43, Suppl.
May, 2000

文章编号：0454-6296（2000）增刊-0008-05

通过网蛱蝶的例证研究试论集合种群的理论和方法

徐汝梅
（北京师范大学生命科学学院，北京 100875）

摘要：空间生态学（Spatial Ecology）近来引起了生态学界的广泛注目。集合种群（又译作异质种群）生态学的理论和方法是它的重要组成内容。有关的文章在近二三年急剧增加。本文试图通过 Hanski 等人对网蛱蝶的研究，了解其所采用的研究途径，得到了什么样的数据，如何进行分析，最后得到了什么结果，并结合我们对网蛱蝶进行研究的一些体会，试图分析集合种群的理论和方法的实际内涵、特色及应用前景。

关键词：集合种群；网蛱蝶；特色及应用前景
中图分类号：Q968.1　　　**文献标识码**：A

1 背景：从空间生态学到集合种群生态学

空间生态学（Spatial Ecology）近来引起了生态学界的广泛注目。多年来，生态学家们确实知道空间对生态过程、种群动态及系统演化的重要性。然而由于野外研究及理论、模拟研究中加入空间分布所带来的复杂性，实际中往往却被简化和忽略掉了。近来，人们意识到缺少了空间，就像缺少了时间概念一样，生态学的规律就无从谈起。如果从种群水平上去考虑，则种群生态学的核心就是研究种群的时、空动态规律及其调控机理[1]。近年来，许多理论和方法应运而起。标志性的专著则有《空间生态学》[2]（Spatial Ecology——the Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions）。正如该书的副标题所示，空间生态学就是研究空间在种群动态及种间相互关系中的作用的科学。在其第一部分“空间生境中单物种的动态”中，重点介绍了集合种群模型、反应扩散方程模型、CA（Cellular automata）模型、空间模拟等探讨途径。文中对各类方法也就其优缺点进行了简略的比较和分析。有关集合种群（又译作异质种群）的理论和方法的文章在近二三年急剧增加，在 Nature 中也有介绍[3]。代表性的专著则是 Hanski 和 Gilpin 于 1997 年出版的《集合种群生物学—生态学、遗传学和进化》[4]及 Hanski 于 1999 年出版的《集合种群生态学》[5]。

近年来，生物多样性的保育已成为生态学界以至全社会关注的热点。人类干预而造成的生境破碎化是造成生物多样性丧失的主要原因。人们自然更加希望找到一条合理的、可行的

基金项目：国家自然科学基金资助项目“中国关键地区生物多样性保育的研究”（39893360）；教育部科学技术重点项目“生境破碎化对蛱蝶多物种集合种群相互作用和动态的影响”（272007）
收稿日期：1999-10-10；修订日期：1999-12-21

途径来研究确定空间域下的种群动态及种间相互作用。

虽然生境破碎化的后果极其严重，但有关它对野外种群影响的研究则在时、空尺度上均极小。按 Doak 等人（1992）的统计，每个研究中所涉及的生境碎片的中数仅为 34；斑块之间的距离的中数为 30m；其时间尺度的中数少于一个世代的时间长度。一个突出的例外是 Hanski 所领导的有关网蛱蝶（*Melitaea cinxia* L.）的研究，它的研究范围达到了 3 500 km^2；1 600 余个斑块；至今已有 9 年的系统的研究。

本文试图通过 Hanski 等人对网蛱蝶的研究，了解其所采用的研究途径，得到了什么样的数据，如何进行分析，最后得到了什么结果，并结合我们对网蛱蝶进行研究的一些体会，试图分析集合种群的理论和方法的实际内涵、特色及应用前景。

2　在网蛱蝶集合种群分析中的应用

2.1　研究对象

网蛱蝶（又译作庆网蛱蝶）*Melitaea cinxia* L.。宿主植物：长叶车前（*Plantago lanceolata* L.），穗花婆婆纳（*Veronica spicata* L.）；生境：干草地。

2.2　研究地点及范围

芬兰（Åland Island），面积为 50×70 =3 500 km^2，其中陆地面积为 1 500 km^2，本系统共有 1 600 余个生境斑块。

2.3　集合种群的定义及条件

Hanski 和 Gilpin（1997）认为：集合种群为离散局域种群（local populations）之集合。局域种群间有扩散。其种群周转率大小如何可以不予考虑。但是，一个没有周转和扩散的系统不可以认为是一个集合种群。

Hanski 提出了四个为了维持集合种群持续生存的必要条件。它也是更好地界定集合种群的有用的条件。

[条件 1]　离散的局域繁殖种群。适宜生境以离散斑块的形式存在，后者可被局域繁殖种群所占用。对网蛱蝶来说，斑块的平均面积为 0.13 hm^2，中数为 0.03 hm^2；最大面积为 3.0 hm^2（n =1 502）。大致有 60%～80% 的蛱蝶在出生地度过全部成虫期。

[条件 2]　所有的局域种群均有灭绝的风险。即使最大的局域种群也有灭绝的可能。否则，就是大陆与岛屿类型的集合种群。1994 年有 377 个现存的局域种群，其中最大的一个有 500 头蛱蝶。类似大的局域种群有灭绝的前例，如 1991 年有一个局域种群有大约 2 000 头蛱蝶，1994 年消失了，第二年又重建了。

[条件 3]　局域种群有重建的可能。生境斑块不过于隔离，以致不能重建。否则集合种群将趋于全局性的灭绝，属于非平衡集合种群的类型。重建率随斑块间距离的增大而锐减。重建率也与成虫迁飞的能力有关。在此例中，适宜生境斑块间的平均最小距离为 240 m（中数为 128 m，最大距离为 3 870 m），而蛱蝶运动的平均距离为 590 m（中数 330 m，最大 3 050 m）。

[条件 4]　局域动态的非同步性。各局域种群的动态不能是完全同步的。否则，整个集合种群持续存在的时间不会比具有最小灭绝风险的局域种群存在得更久。该研究中，种群动态在 5 km×5 km 范围内表现出明显的同步性。在整个集合种群的尺度上，可见不同局域种

群具有相反方向的动态。

从以上的研究结果可以表明网蛱蝶符合相应定义及条件，可以认为网蛱蝶在自然界是以集合种群的形式存在的。以集合种群的理论和方法进行研究是适宜的。

2.4 野外工作

为了进行集合种群生态学研究，至少应作下列的有关野外工作：

* 定义系统边界。重要的是要确定所研究的系统的相对封闭性。若系统过份开放，与邻近系统有过多的个体及基因交流则会影响到对集合种群的界定及研究结果的准确性。

* 确定各斑块为生境或非生境斑块。如该研究中的各块干草地，有的适合于网蛱蝶生存，有的却不适宜。

* 测定斑块面积及空间位置。用全球定位系统（GPS）进行斑块的空间定位，测定各斑块的面积。绘图或用地理信息系统（GIS）的技术标出各斑块的形状和位置。

* 调查所有生境斑块中目标物种的存在与否。为了作更深入的研究则应做种群密度调查。

* 随时间重复调查，如在此例中每年至少调查一次。

* 通过标记—重捕技术测出蛱蝶的扩散距离。

2.5 数据分析

最重要的是找出斑块面积、隔离程度与局域种群绝灭及重建之间的关系。通过已获得的数据，做出以下关系图（如图1，为示意图）就可以找到它们之间的关系。

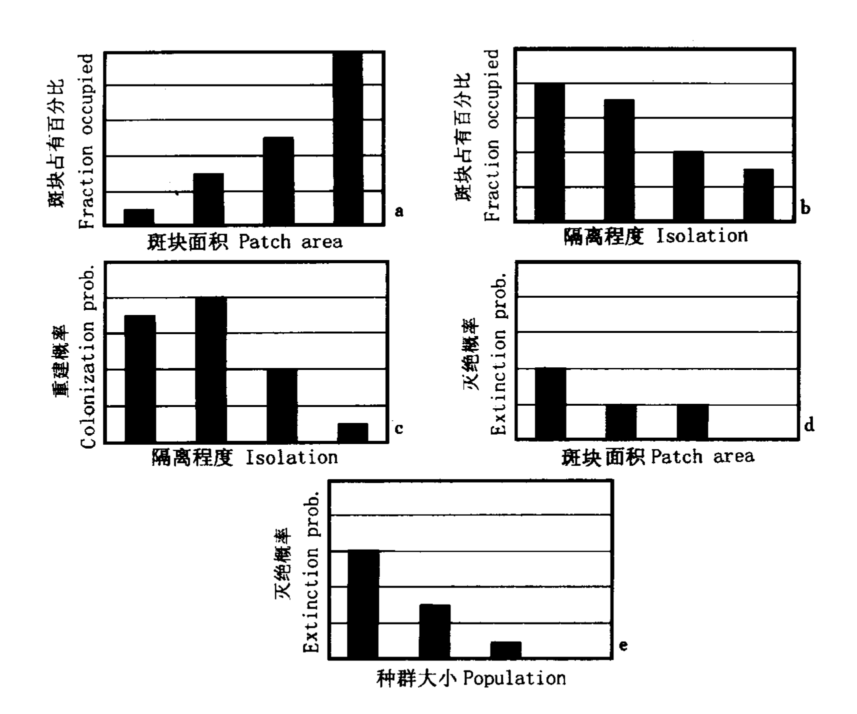


图1 斑块面积、隔离程度、局域种群大小与灭绝概率、重建概率、斑块占有率之间的关系

Fig.1 The relationship between patch area, isolation, population size with extinction probability, colonization probability and fraction occupied

一般可以表达出下列关系：

* 斑块面积-斑块占有百分比（图 1：a）
* 隔离程度-斑块占有百分比（图 1：b）
* 隔离程度（m，km）-重建概率（图 1：c）
* 斑块面积（m^2，hm^2）-灭绝概率（图 1：d）
* 种群大小-灭绝概率（图 1：e）

从图 1 即可看到一些规律，如斑块面积越大，其被网蛱蝶占有的百分比就越高（图 1：a）；斑块之间的距离越远，被占有的百分比就越低（图 1：b），等等。

2.6　IF 模型：

通过 IF（关联函数）模型计算出在不同斑块大小、不同隔离程度下的斑块占有率的拟合线（图 2）。反复计算就可以预测集合种群长期存在的概率曲线。具体方法参见 Hanski（1999）[5]、张大勇及雷光春（1999）[6]。

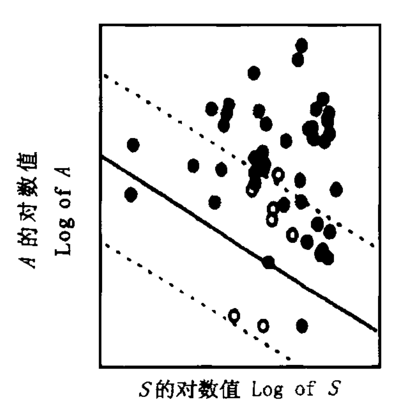


图 2　不同斑块面积（A）、斑块隔离程度（S，向左隔离度增加）下的斑块被占有百分比的拟合线

三条线分别代表 0.1，0.5 和 0.9 的占有率

Fig. 2　The estimated fraction of patches occupied (the three lines represent 0.1, 0.5 and 0.9 respectively) under different patch areas and isolation

3　讨论

（1）这一方法更强调的是对生态过程的了解，而不仅仅局限于空间格局本身。如，通过这一探讨可以了解：灭绝概率：随种群数量的下降而上升；随临近斑块中蛱蝶数量的减少而上升；随拟寄生蜂密度的上升而上升；随家畜牧食强度的增长而上升；迁出率：随斑块面积的减小而上升；随同物种个体数的减少而上升（阿里氏效应）；迁入率：随蜜源植物的减少而减少；随斑块面积的减小而减少；斑块占有率：斑块面积及宿主植物的丰度起正效应；隔离程度及家畜的牧食起负作用。

（2）种群空间结构问题：Hanski 等人将网蛱蝶的种群结构分为四个空间单位：①同胎幼虫群（group of ful-sib larvae），该物种的幼虫是聚集的。②同一草地（斑块）中的所有幼虫群。平均每斑块中有 3.4 群，认为这相当于一个局域种群；③半独立斑块网络（SIN，semi-independent patch network）。研究区域中共有 127 个。每个网络含有约 12 个斑块。认为每个网络大多是一个独立的集合种群。；④超种群（Mega-population），为集合种群的集合。在此例中为 127 个网络的总和。

问题是：(a) 生境斑块与非生境斑块有时难以区分。(b) 局域种群难以界定。原因有二：其一，迁飞图式极其复杂多变。二，到底斑块间个体的交换率多到多少可以认为它们仅仅是一个种群，并不存在局域种群问题；少到多少可以认为它们是许多个被分离的种群？(c) 网络是一个景观概念，而集合种群是一个生物学概念。与区分局域种群一样，这里又涉及到网络间的个体交换问题，如何确定特定的一个网络是独立的还是不独立的？

作为集合种群生态学，难于准确地界定局域种群或集合种群，终究是一种遗憾。

对此，Hanski（1999）也曾专门论述到："人们常被要求从实际意义上来定义集合种群。然而，由于环境斑块化，以致斑块化种群结构像万花筒一样让人眼花缭乱，我们的任务并不

注重于把物种归到哪一类中去（实际上任何物种都难于吻合于某一特定类别），而是去找到领悟其生物学及预测其动态的方法。真正的问题是：集合种群这一探索是否有用?”

对此，我们的回答是肯定的。

(3) 特点：这种方法相对比较简便。实际上，最重要的也就是每年调查一遍各斑块是否被网蛱蝶所占据。全部近 2 000 个斑块只需 20 至 30 个学生在秋天调查一次。虽然简便，却可以有效地研究大尺度、多斑块中局域种群的消亡、建群规律并进行集合种群动态的预测。而且，它能阐明重要生态过程的时、空规律。应该说，这是空间生态学、种群生态学以至生态学领域中最新、最重大的开拓之一。其特点在研究大尺度、多斑块、高种群数量、高周转率的集合种群中充分显示了其优越性。在探讨破碎化生境下生物多样性的保育方面有巨大应用前景。反过来，对小尺度、数量少、周转慢的种群，特点就有可能变成弱点。

因而，在种群研究中，并非所有的研究对象都符合并适用于集合种群的概念及方法，也不能说应用了这一理论及方法的就是高水平的、前沿的。最终判断研究水平的还要看研究的成果是否可以使人们更深入地了解其时空动态规律及调控机理。

参 考 文 献 (References)

[1] 徐汝梅. 种群数量的时空动态——对温室白粉虱的系统探讨. 北京：北京师范大学出版社，1990，1

[2] Tilman D, Kareiva P. Spatial Ecology——the Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions, New Jersey, Princeton University Press, 1997, 368

[3] Hanski I. Metapopulation Dynamics. Nature 1998, 396 (5): 41～49

[4] Hanski I, Gilpin M E. Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution. San Diego, Academic Press, 1997, 512

[5] Hanski I. Metapopulation Ecology. UK, Oxford University Press, 1999, 313

[6] 张大勇，雷光春. 集合种群动态：理论与应用. 生物多样性，1999，7 (2)：81～90

Reviewing metapopulation theory and methodology via case studies on the Glanville fritillary butterfly

XU Ru-mei

(College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875)

Abstract: Spatial ecology has recently attracted more and more interest from a wide range of ecologists. The theory and methodology of metapopulation ecology is an important part in this field, with which a dramatic increase of publications has dealed in the recent two to three years. Several important monographs were also published. The case studies on the Glanville fritillary butterfly (*Melitaea cinxia* L.) by Hanski *et al*., has been reviewed and combined with our own experience. By understanding the approaches being utilized, the type of data gathered, the ways to analyze the data, and the features of the results obtained, this paper seeks to analyze the actual meanings, features and the applied prospects of metapopulation theory and methodology.

Key words: metapopulation; Glanville fritillary butterfly; features and prospects of application